

Réponse respiratoire au cours des premiers stades de l'infection  
chez diverses lignées de Triticinées sensibles ou résistantes  
à *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton

par J. DAVY de VIRVILLE\*, C. LANCE\* et G. DOUSSINAULT\*\*

RÉSUMÉ. — Une méthode permettant de réaliser une infection rapide des tissus de l'hôte est décrite. L'évolution de l'intensité respiratoire de segments de plantules de Blé ■ été déterminée après 1, 2, 4 et 7 jours d'infection pour 2 lignées, l'une résistante («VPM»), l'autre, sensible («Cappelle»). Pour cette dernière, on observe rapidement (après 2 jours) une stimulation de l'intensité respiratoire, qui reste à peu près constante par la suite. Pour la lignée «VPM», cette stimulation n'intervient que plus tardivement (après 4 jours). Quand les infections sont réalisées par une souche d'agressivité atténuée, on n'observe aucune augmentation de la respiration.

La comparaison de différentes lignées de Blé («Moisson», «Cappelle», «Roazon», «VPM») et d'une lignée d'*Aegilops ventricosa* («Vent 11») a été effectuée après 4 jours d'infection. Ces lignées peuvent être séparées en deux groupes selon qu'il y a stimulation de l'intensité respiratoire («Moisson», «Cappelle», «Roazon») ou non («VPM», «Vent 11»). Cette répartition peut être mise en relation avec deux mécanismes de résistance distincts.

La possibilité d'utiliser cette méthode d'infection rapide pour sélectionner des souches agressives du parasite peut être envisagée.

SUMMARY. — A method allowing ■ rapid infection of the host tissues is described. The changes in respiratory rates of segments of wheat seedlings were measured 1, 2, 4 and 7 days after infection for two varieties of wheat, one being resistant («VPM»), the other one being sensitive («Cappelle»). With the variety «Cappelle», a rapid increase of respiration was observed (after 2 days) and remained constant afterwards. With the variety «VPM», this increase occurred only on the 4th day. When the infection was carried out with a non aggressive strain, no increase in respiration was observed.

The comparison of different varieties of wheat («Moisson», Cappelle», Roazon», «VPM») and of one variety of *Aegilops ventricosa* («Vent 11») was made after four days of infection. These varieties can be distributed into two groups whether tissue respiration is stimulated («Moisson», «Cappelle», «Roazon») or not («VPM», Vent 11»). This distribution can be related to two different mechanisms of resistance.

This method of rapid infection could be used for the selection of aggressive strains of the parasite.

\* Laboratoire de Biologie Végétale IV, Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.

\*\* Station d'Amélioration des Plantes, Centre de recherches de Rennes, INRA, Domaine de la Motte, B.P. 29, 35650 Le Rheu.

## I. — INTRODUCTION

La verse du Blé causée par le champignon pathogène *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton est une maladie répandue dans pratiquement toutes les régions de la France (RAPILLY, 1980) et dont les conséquences agronomiques sont très importantes (LUPTON et MACER, 1955; PONCHET, 1959; DOUSSINAULT, 1970).

Jusqu'à présent, les recherches entreprises sur cette maladie se sont principalement orientées vers la création de lignées à haut niveau de résistance (MAIA, 1967; DOUSSINAULT, 1973; DOUSSINAULT et al., 1974; DOSBA et DOUSSINAULT, 1978; JAHIER et al., 1978) ou vers l'étude des modifications cytologiques survenant dans les tissus de l'hôte sous l'influence du parasite (DEFOSSE et DEKEGEL, 1974; RASSEL, 1974; FERHMANN et MENDGEN, 1974; GUILLOT-SALOMON et DOUSSINAULT, 1981). C'est pourquoi, il apparaissait important d'examiner aussi les réactions métaboliques des plantules en présence du parasite, et en tout premier lieu les réactions au niveau respiratoire.

Dans un premier travail, l'étude de la respiration des plantules après 2 mois et demi d'infection a ainsi été entreprise (DAVY de VIRVILLE et al., 1981). Les résultats obtenus ont révélé, dans les lignées sensibles, peu de différences entre la respiration des tissus infectés ou non. Par contre, pour les tissus infectés des lignées résistantes, une inhibition assez importante était observée. En fait, ces mesures ont été effectuées alors que l'infection était déjà largement répandue. Ces résultats correspondaient donc plutôt à un effet tardif des processus infectieux. Il convenait donc de mesurer l'évolution de l'intensité respiratoire à des stades de croissance plus précoces.

Jusqu'à présent, la technique d'inoculation employée, reproduisant sensiblement l'infection dans les conditions naturelles, mettait en œuvre des manchons de paille infectés et pcsés à la base des gaines foliaires (MACER, 1966). Pour mesurer les conséquences de l'infection après des temps de contact courts entre le parasite et la plante, il fallait tout d'abord élaborer une nouvelle technique permettant de réaliser les infections en conditions de laboratoire. Cette nouvelle méthode a été employée pour mesurer l'évolution de l'intensité respiratoire au cours des premiers jours de contact entre une souche virulente de *Pseudocercospora herpotrichoides* et des segments de plantules de Blé provenant de deux lignées, l'une sensible, l'autre résistante. Cette méthode d'infection a ensuite servi à comparer entre elles les réactions de différentes Triticinées sensibles ou résistantes au parasite.

## II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

### A. - Matériel végétal et techniques de culture

Cinq lignées de Triticinées ont été choisies d'après leur niveau de résistance au Piétin-verse : une lignée particulièrement résistante d'*Aegilops ventricosa*

Tausch («Vent 11»); une lignée («VPM»), obtenue à partir du croisement *Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum* × Marne<sup>3</sup> (MAIA, 1967), présentant un niveau de résistance supérieur à celui obtenu jusqu'alors chez les Blés; une lignée de résistance plus faible («Roazon»), obtenue par croisement entre «VPM» et «Moisson» (DOUSSINAULT et al., 1974); enfin, deux lignées de Blé tendre *Triticum aestivum* L. ssp. *vulgare*, l'une («Moisson»), très sensible, l'autre («Cappelle») présentant une moins grande sensibilité à la maladie.

Les caryopses ont été mis à germer en laboratoire sur vermiculite humidifiée. Les plantules étaient placées à  $23 \pm 1^\circ\text{C}$  et éclairées pendant 15 heures par jour (tubes Phytor, 4500 lux environ). Les plantules ont été utilisées à l'âge de 8 jours.

#### B. - Culture et préparation des souches de *P. herpotrichoides*

La croissance du champignon a été effectuée dans tous les cas sur milieu gélosé à 2 %, additionné d'extrait de malt à la même concentration.

Les différentes souches du parasite utilisées dans cette étude correspondaient à des isolats réalisés à partir de plantes malades prélevées au champ. Pour chaque expérience au laboratoire, à partir d'une souche, un deuxième puis un troisième repiquage étaient effectués. Ils permettaient ainsi l'obtention, en 9 semaines environ, d'un nombre de boîtes de mycélium suffisamment important pour réaliser les infections.

Une souche d'agressivité atténuée a également été utilisée; il s'agit d'une souche conservée depuis longtemps au laboratoire et qui avait été repiquée de nombreuses fois. Dans ce cas, il en résulte une perte progressive de l'agressivité. Lors des différentes expériences, elle était repiquée en même temps et dans les mêmes conditions que la souche agressive.

La température de développement du parasite était dans tous les cas de  $19 \pm 1^\circ\text{C}$ .

#### C. - Technique d'inoculation.

À l'âge de 8 jours, les plantules étaient prélevées et débarrassées de la vermiculite pouvant les souiller.

Des segments de 2 cm de hauteur, correspondant à la base des plantules, étaient prélevés et placés dans des boîtes de Petri stériles, puis disposés en chambre stérile à la surface des colonies du mycélium. Les boîtes contenant le mycélium étaient ensuite fermées hermétiquement à l'aide d'un ruban adhésif. Vingt segments environ étaient placés par boîte. Il en était de même pour les segments placés sur le mycélium de la souche d'agressivité atténuée. Pour les plantules témoins, 40 segments environ étaient placés dans une boîte de Petri stérile en présence d'un coton humidifié par 2 ou 3 ml d'eau stérile. Ces boîtes de Petri étaient conservées à  $19 \pm 1^\circ\text{C}$  sous éclairage réduit (75 lux environ).

#### D. - Mesure d'intensité respiratoire.

L'intensité respiratoire des plantules a été mesurée après 1, 2, 4 et 7 jours d'infection dans la première partie du travail, et après 4 jours dans la deuxième

partie. Pour chaque mesure, 40 à 60 segments de plantules étaient prélevés sur les boîtes contenant les souches, virulentes ou atténuées. Un nombre correspondant de segments était prélevé sur les boîtes témoins. Chaque type d'expérience a été répété de 5 à 6 fois. Pour chaque mesure ou point expérimental, 250 à 300 segments de plantules environ ont donc été utilisés.

Pour chaque mesure, les segments étaient prélevés délicatement à la surface du mycélium et leur respiration était immédiatement mesurée à l'aide de la technique manométrique de Warburg (UMBREIT et al., 1957). Les mesures étaient effectuées à l'obscurité et à la température de 20°C. Après équilibrage de la température, les mesures étaient poursuivies durant 60 à 90 minutes.

#### *E. - Expression des résultats.*

L'agressivité des souches s'atténuant rapidement lorsqu'elles sont repiquées sur un milieu au malt, différentes souches ont du être utilisées. Les résultats rapportés ici correspondent donc aux moyennes obtenues après infection de segments de plantules par ces différentes souches.

Parallèlement aux mesures de l'intensité respiratoire, on a aussi déterminé, pour chaque condition, le nombre de segments utilisés, le poids de matière fraîche et le poids de matière sèche. Dans les tableaux ou figures, l'intensité respiratoire est rapportée au gramme de matière sèche. Cette expression est celle qui donne les meilleurs résultats : en effet, il est difficile de calibrer exactement la taille des segments et, d'autre part, il peut y avoir de légères variations dans l'hydratation des tissus frais; l'expression de l'intensité respiratoire rapportée à ces deux critères (nombre de segments, poids de matière fraîche) est donc moins précise.

### III. — RÉSULTATS

L'évolution de l'intensité respiratoire de segments de plantules témoins ou conservés au contact du mycélium a été suivie pendant 7 jours. Cette période représente le temps maximum de conservation des segments. En effet, il se produit ensuite, malgré la fermeture hermétique des boîtes, une déshydratation et parfois même une dégénérescence des segments de plantules conduisant à une baisse rapide dans l'intensité respiratoire des segments.

#### *A. - Évolution de l'hydratation des segments de plantules.*

Les modifications de l'hydratation des segments de plantules sont estimées d'après les variations du rapport du poids de matière fraîche à celui de matière sèche (MF/MS). Le tableau 1 donne ainsi l'évolution de ce rapport au cours des 7 premiers jours de conservation des segments de plantules des lignées «Cappelle» et «VPM».

Pour la lignée «Cappelle», chez le témoin, l'hydratation se maintient à peu près constante pendant deux jours, puis diminue un peu au 4ème et au 7ème jour. Cette diminution reste faible, le rapport MF/MS passant de 12,8 à 10,3

Tableau 1 : Évolution de l'hydratation (MF/MS) des segments de plantules de Blé des lignées «Cappelle» et «VPM» infectés ou non par *P. herpotrichoides*.

Condition	Rapport MF/MS				
	0	1 j	2 j	4 j	7 j
Lignée «Cappelle»					
Té.	11,9	11,7	12,8	10,7	10,3
Agr.	11,9	11,3	11,6	11,6	12,9
Att.	11,9	11,4	11,5	10,7	12,0
Lignée «VPM»					
Té.	10,7	9,8	9,9	9,6	9,3
Agr.	10,7	11,9	12,0	12,2	14,7
Att.	10,7	11,4	12,1	12,1	14,3

Té. : segments témoins conservés en présence d'un coton humide.

Agr. : segments infectés par une souche agressive.

Att. : segments infectés par une souche d'agressivité atténuée.

entre le 2ème et le 7ème jour. Chez les segments infectés, l'hydratation se maintient constante jusqu'au 4ème jour puis augmente très légèrement.

Pour les segments de la lignée «VPM», on voit, par comparaison avec les segments témoins de la lignée «Cappelle», que l'hydratation des plantules est en général plus faible, le rapport MF/MS étant ici en général inférieur à 10,0. Chez le témoin, l'hydratation diminue légèrement au cours des 7 jours de survie. Chez les segments infectés, l'hydratation augmente nettement au cours de l'infection dès le premier jour, mais surtout entre le 4ème et le 7ème jour, le rapport MF/MS passant de 11,2 à 14,7. On voit alors la différence importante qui existe entre segments témoins et infectés, au 7ème jour. Il existe donc un effet certain positif de l'infection sur l'hydratation des segments de plantules de la lignée «VPM».

Comme on peut le constater, aussi bien pour la lignée «Cappelle» que pour la lignée «VPM», et bien que les segments de plantules n'aient plus aucun apport nutritif, il n'y a pas globalement de déshydratation des segments de plantules au cours de cette période de 7 jours, l'infection pouvant même (essentiellement dans le cas de la lignée «VPM») conduire au contraire à une légère hydratation de ces segments.

Quant aux segments des deux lignées placés sur un mycélium de souche d'agressivité atténuée, ils manifestent des variations de leur hydratation parallèles à celles des segments placés sur souches virulentes.

#### B. - Évolution de l'intensité respiratoire

La figure 1 représente l'évolution de l'intensité respiratoire des segments de

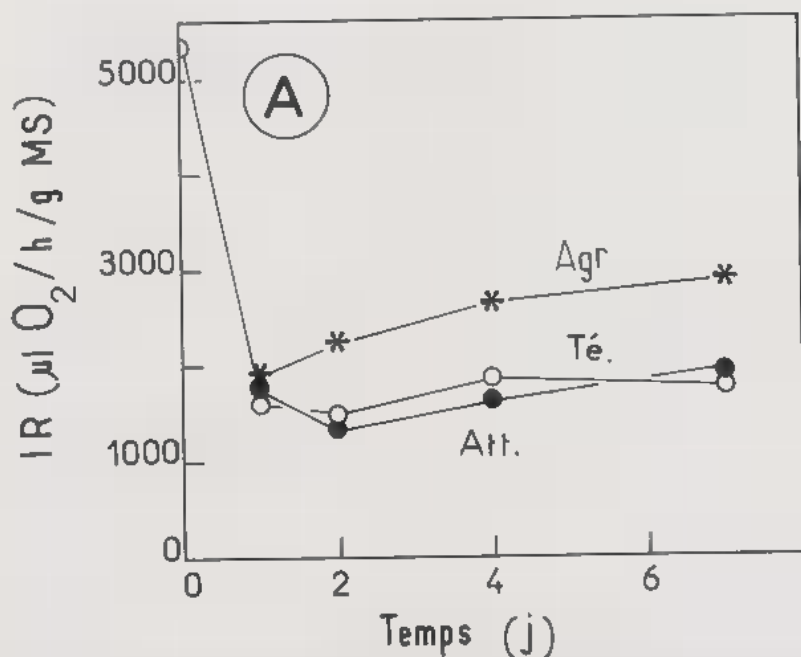
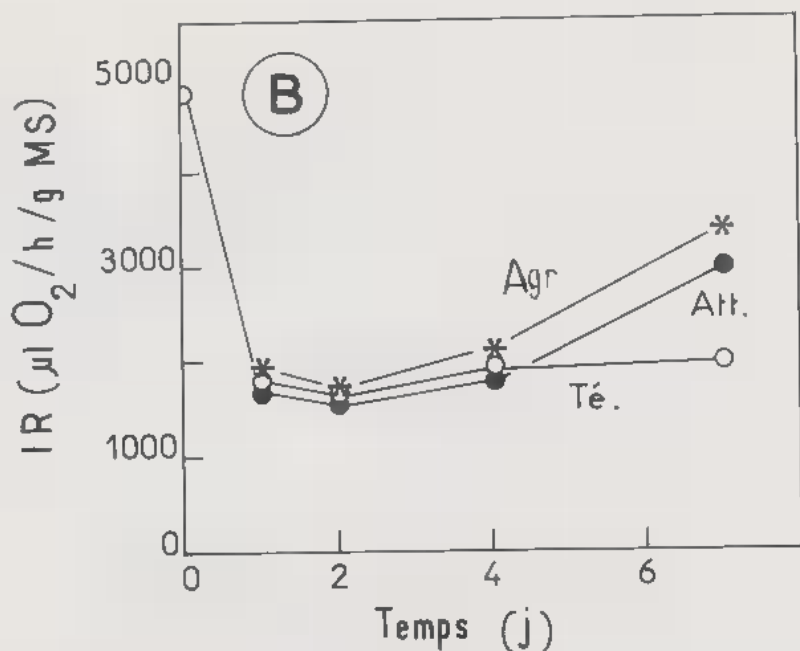


Fig. 1. — Évolution de l'intensité respiratoire de segments de plantules de Blé conservé 7 jours en boîte de Petri. — A : lignée «Cappel»; B : lignée «VPM». Té. : segments témoins; Agr. : segments infectés par une souche agressive de *Pseudocercospora herpotrichoides*; Att. : segments infectés par une souche d'agressivité atténuée.



plantules témoins ou infectées des lignées «Cappelle» et «VPM». Le point origine correspond à des segments de plantules qui viennent d'être prélevés et dont l'intensité respiratoire est immédiatement mesurée.

Pour la lignée «Cappelle» (figure 1A), l'intensité respiratoire des segments de plantules témoins diminue de manière importante au cours du premier jour (environ des 2/3). Elle se maintient ensuite à peu près constante jusqu'au 7ème jour. Par cette méthode de conservation, il est donc possible de maintenir constante l'intensité respiratoire de segments de plantules pendant 7 jours environ, sans aucun apport nutritif. Cette absence d'apport nutritif est d'ailleurs sans doute la cause d'un ralentissement important du métabolisme auquel correspond la diminution de l'intensité respiratoire.

Chez les segments infectés par la souche d'agressivité atténuée, l'intensité respiratoire diminue aussi fortement au cours du premier jour, puis se maintient à peu près constante. En fait, on voit qu'il n'y a pas de différences d'évolution par rapport au témoin. Il n'y a donc pas de modifications sensibles du métabolisme respiratoire quand les segments de plantules sont mis au contact d'une souche ayant été repiquée de nombreuses fois.

En ce qui concerne l'intensité respiratoire des segments infectés par la souche agressive, il n'y a pas de différences avec le témoin au cours du premier jour d'infection. Après le deuxième jour, on voit alors que la consommation d'oxygène des tissus infectés devient nettement plus importante que celle des témoins correspondants. Elle augmente ensuite au cours du temps surtout entre le 1er et le 4ème jour.

Pour la lignée «VPM» (figure 1B), l'évolution de l'intensité respiratoire des segments témoins est semblable à celle observée pour la lignée «Cappelle». Après une diminution rapide au cours du premier jour, l'intensité respiratoire se maintient à peu près constante par la suite. En ce qui concerne les segments infectés, l'évolution de l'intensité respiratoire est strictement identique à celle du témoin, jusqu'au 4ème jour. La consommation d'oxygène des tissus augmente alors fortement à partir de cette période, que ce soit avec la souche agressive ou avec celle ayant été repiquée de nombreuses fois, bien que l'effet soit moindre dans ce dernier cas.

Le tableau 2 donne l'évolution du pourcentage de stimulation de l'intensité respiratoire des segments infectés par la souche agressive par rapport à celle de segments témoins ou infectés par la souche d'agressivité atténuée. Ces deux rapports expriment respectivement, d'une part, l'évolution de la stimulation totale des tissus et, d'autre part, celle liée uniquement à l'agressivité de la souche.

Pour la lignée «Cappelle» on voit que, par rapport au témoin, la stimulation de la respiration survient principalement entre le 1er et le 2ème jour, reste constante entre le 2ème et le 4ème jour, puis augmente de nouveau. L'évolution est semblable lorsqu'on considère la stimulation liée à l'agressivité propre de la souche. Dans ce cas, toutefois, il n'y a plus d'augmentation après le 4ème jour et la stimulation de la respiration reste tout à fait constante à partir du 2ème jour.

Tableau 2 : Stimulation (en %) de l'intensité respiratoire de segments de plantules de Blé infectés par *P. herpotrichoides*.

Condition	Stimulation (%)			
	1 j	2 j	4 j	7 j
Lignée «Capelle»				
Agr./Té.	21	44	41	65
Agr./Att.	10	60	60	56
Lignée «VPM»				
Agr./Té.	11	9	8	70
Agr./Att.	0	0	18	13

Agr./Té. : comparaison entre segments infectés par une souche agressive et segments témoins.

Agr./Att. : comparaison entre segments infectés par une souche agressive et segments infectés par une souche d'agressivité atténuée.

En ce qui concerne la lignée «VPM», la stimulation de la respiration n'intervient qu'après le 4ème jour. Elle est alors assez élevée (70%), si l'on effectue la comparaison par rapport aux segments témoins. Le point important ici est que cette stimulation n'est pratiquement pas liée à l'agressivité de la souche puisqu'elle n'est plus alors que de 13% par rapport aux segments infectés par la souche d'agressivité atténuée.

### C. - Aspect des segments de plantules.

Pour les segments de plantules de la lignée «Cappelle», on observe aucun symptôme visible au cours du 1er jour d'infection. Les symptômes apparaissent au cours du 2ème jour, de manière réduite, puis principalement du 4ème au 7ème jour. On peut alors observer de nombreuses lésions ocellées caractéristiques de l'attaque par ce parasite. Dans le cas de fortes attaques, un peu de mycélium peut même adhérer au niveau des zones infectées. L'infection est assez hétérogène, et l'importance des lésions très variable d'un segment à l'autre. Par contre, pour les segments placés sur la souche d'agressivité atténuée, les lésions sont rares et peu marquées.

En ce qui concerne la lignée VPM, on n'observe que très peu de lésions ocellées même après le 7ème jour, et la plupart des segments ne présentent pas de symptômes visibles. Par contre à partir du 4ème jour, et surtout au 7ème jour, aussi bien chez les segments infectés par la souche virulente que chez ceux infectés par la souche de virulence atténuée, se développe une coloration brune, répandue uniformément sur l'ensemble des segments. Le développement de cette coloration va alors de pair avec l'augmentation de l'hydratation et de la consommation d'oxygène par les tissus à partir du 4ème jour,



telle qu'elle a été rapportée précédemment.

#### D. - Comparaison de différentes lignées.

Cette comparaison a porté sur les cinq lignées de Triticinées qui ont été précédemment présentées (cf. Matériel et Méthodes). De la plus sensible à la plus résistante, on trouve : «Moisson», «Cappelle», «Roazon», «VPM» et «Vent 11».

Dans le but d'améliorer la qualité des résultats il a été choisi de tester les cinq lignées à la fois. Étant donné le nombre important de boîtes de champignon à utiliser, il n'était pas alors possible de mesurer l'évolution de l'intensité respiratoire de chaque lignée au cours du temps. Aussi, un temps de contact optimum a-t-il été défini d'après les résultats précédents et fixé à 4 jours. En effet, à ce stade, l'infection et donc la stimulation de la respiration des tissus, sont déjà bien établies dans le cas de la lignée «Cappelle». Par contre, pour la lignée «VPM», la stimulation n'est observable que plus tardivement après cette période et n'est due que pour une faible partie à l'agressivité propre de la souche. Ce temps de contact (4 jours) devrait donc permettre de mettre en évidence une différence de comportement entre les différentes lignées. Les résultats de cette expérience sont rapportés dans le tableau 3.

Tableau 3 : Effet de l'infection par *P. herpotrichoides* sur l'intensité respiratoire des différentes lignées de Triticinées.

Condition	I R ( $\mu\text{l O}_2/\text{h/g MS}$ )				
	Moisson	Cappelle	Roazon	VPM	Vent 11
Témoins	2030	1830	2120	1950	2460
Infectés	2650	2620	2840	2090	2570
	(+ 31 %)	(+ 44 %)	(+ 34 %)	(+ 7 %)	(+ 4 %)

On voit tout d'abord que les intensités respiratoires des segments de plantules témoins sont assez comparables entre elles. La diminution de l'intensité respiratoire des segments des lignées «Cappelle» et «VPM» observée au cours du 1er jour de conservation semble donc avoir eu lieu également dans le cas des segments des autres lignées. Seule l'intensité respiratoire des segments témoins de la lignée «Vent 11» est légèrement plus élevée.

Si l'on considère l'intensité respiratoire des segments infectés, on voit que, sur la base du poids de matière sèche, elle est supérieure à celle des témoins dans le cas des trois lignées «Moisson», «Cappelle» et «Roazon». Elle n'est par contre que peu modifiée dans le cas des lignées «VPM» et «Vent 11». Pour les lignées «Moisson» et «Roazon», l'infection par le champignon entraîne donc, comme pour la lignée «Cappelle», une augmentation de la consommation d'oxygène par les tissus. Par contre, pour la lignée «Vent 11»,

comme pour la lignée «VPM», l'infection modifie très peu le métabolisme respiratoire. Les pourcentages de stimulation permettent de comparer encore plus finement les différentes lignées entre elles. On voit alors que c'est pour la lignée «Cappelle» que la plus forte stimulation de la respiration peut être observée.

On peut donc séparer ces lignées en deux groupes en relation avec l'absence («VPM» et «Vent 11») ou l'existence («Moisson», «Cappelle» et «Roazon») d'une stimulation respiratoire des tissus lors de l'infection. L'augmentation de la résistance à la maladie ne se traduit donc pas, comme on aurait pu s'y attendre, par une augmentation comparative de la respiration des tissus infectés.

#### IV. — DISCUSSION

Avant de commencer les expériences rapportées dans ce travail, il a été nécessaire d'élaborer une nouvelle méthode d'infection. Celle-ci consiste essentiellement à déposer des segments de plantules sur le mycélium du champignon parasite cultivé en boîte de Petri. Cette méthode est maintenant bien au point, simple et facile à mettre en œuvre. Elle permet de réaliser des infections rapidement, en moins de 7 jours, et les résultats montrent clairement qu'il est ainsi possible d'étudier les modalités de l'infection des tissus par le parasite. Ce premier résultat est très important. En effet, jusqu'à présent, les seules techniques utilisées pour réaliser des infections nécessitaient de 3 mois à 1 an d'attente pour l'obtention des résultats. En plus, un autre avantage de cette méthode consiste à pouvoir déterminer les changements métaboliques survenant en tout début d'infection, ce qui était d'ailleurs le but recherché à la suite des résultats obtenus dans un travail antérieur (DAVY de VIRVILLE et al., 1981). Par cette technique d'infection, un certain nombre de résultats ont ainsi pu être obtenus.

Tout d'abord, on a pu mettre en évidence une stimulation rapide de la respiration des tissus de lignées de Blé sensibles lorsqu'ils sont infectés par une souche virulente de *P. herpotrichoides*. Cette augmentation de la consommation d'oxygène des tissus infectés correspond à ce qui est en général observé dans le cas d'autres parasites (BECKMAN, 1964; DALY, 1967; GOODMAN et al., 1967; WHEELER, 1975; DALY, 1976), mais qui est établi ici pour la première fois dans le cas de la maladie du Piétin-verse.

Comme pour d'autres maladies qui ont pu être étudiées, se pose évidemment le problème de la participation de la respiration du pathogène. Dans toutes les études entreprises jusqu'à présent, l'importance de cette participation est très controversée (DALY, 1967, 1976). En général, il semble plutôt établi que la participation du pathogène dans la respiration globale des tissus reste faible (DALY, 1976), ce qui pourrait être également le cas ici.

Deux arguments sont en faveur de cette hypothèse. Pour la lignée «Cappelle», par exemple, l'augmentation de la consommation d'oxygène des tissus infectés intervient rapidement dans le temps (entre le 1er et le 2ème jour), alors qu'il y a peu de lésions apparentes. Inversement, alors que les lésions se multiplient,

l'augmentation de la consommation d'oxygène par les tissus reste faible. Si l'augmentation de la respiration des tissus était essentiellement due à la prolifération du parasite, on pourrait s'attendre à ce que la stimulation de la respiration des tissus infectés augmente progressivement au cours des 7 jours de l'expérimentation, ce qui n'est pas le cas. D'autre part, on n'a pu observer une stimulation de la respiration plus élevée pour la lignée «Cappelle» que pour la lignée «Moisson», chez qui on peut s'attendre à une prolifération au moins aussi importante, si ce n'est plus, du parasite. D'après ces arguments, il semble bien que l'augmentation de la consommation d'oxygène des tissus infectés corresponde pour sa plus grande part à une stimulation propre du métabolisme des tissus. Même s'il est fort possible que la respiration du pathogène participe à la respiration globale des tissus, cette participation semble ne constituer qu'un phénomène mineur.

Un autre résultat important rapporté dans ce travail concerne la comparaison qui peut être faite entre les différentes lignées, et tout d'abord entre la lignée résistante «VPM», et la lignée plus sensible «Cappelle». Il y a stimulation rapide et précoce de la respiration des tissus pour la lignée «Cappelle». Cette stimulation n'intervient que tardivement dans le cas de la lignée «VPM» et reste faible. Ce résultat est en contradiction apparente avec les données bibliographiques. En effet, il est en général établi, pour d'autres maladies, que la rapidité et l'importance de la réaction respiratoire va de pair avec le degré de résistance de la lignée étudiée (BECKMAN, 1964; GOODMAN et al., 1967). En fait, nos résultats semblent suggérer l'existence d'une résistance de type mécanique, peut être liée à une certaine structure des parois et capable de retarder la pénétration du parasite chez la lignée «VPM», mais également chez la lignée «Vent 11», où les réactions sont similaires.

En effet, la présence du parasite dans les tissus de ces deux lignées entraîne en général une forte réaction fongitoxique (GUILLOT-SALOMON et DOUSSINAULT, 1981; KAMEL, 1981). L'absence de stimulation observée jusqu'au 4ème jour dans le cas des lignées «VPM» et «Vent 11» peut donc s'expliquer par une pénétration retardée du parasite. Il s'en suit une fréquence des lésions plus faible telle qu'elle a été rapportée dans ce travail en ce qui concerne la lignée «VPM», et également telle qu'elle n'a pu être mise en évidence expérimentalement au champ dans le cas de la lignée «Vent 11» (JAHIER, 1978). On voit alors que cette résistance à la pénétration se serait transmise de *Aegilops ventricosa* à la lignée «VPM», mais par contre de manière moins marquée à la lignée «Roazon» («VPM» × «Moisson»), chez qui on observe une stimulation de la respiration des tissus du même ordre que chez la lignée «Moisson». Cette moins grande résistance de type mécanique pourrait d'ailleurs expliquer le caractère de résistance plus faible de la lignée «Roazon» par rapport à la lignée «VPM».

Les lignées «Moisson» et «Cappelle» n'ont par contre aucun gène commun avec *Aegilops ventricosa*. La résistance de type mécanique ne serait donc pas présente. Il en résulterait une pénétration plus aisée du parasite, d'où les stimulations observées, la plus importante étant obtenue dans le cas de la lignée

«Cappelle» (plus résistante), en relation avec l'existence accrue des mécanismes de défense.

Ce type de résistance mécanique n'est donc mis en évidence que pour les lignées les plus résistantes. Il pourrait donc être un des facteurs majeurs de la résistance des plantes en début d'infection.

Enfin, un dernier point important de ce travail correspond à l'absence de réaction respiratoire des segments de plantules de la lignée «Cappelle» lorsqu'ils sont placés sur une souche repiquée de nombreuses fois. Ce résultat montre bien la diminution de l'agressivité des souches survenant lorsqu'elles sont repiquées sur milieu artificiel (extrait de malt). Une application pratique des résultats rapportés ici pourrait être la possibilité, par l'utilisation d'une lignée sensible telle que «Cappelle», de déterminer la plus ou moins grande agressivité des mycéliums utilisés ou, au moins, d'éliminer ceux présentant une agressivité par trop faible. Ce résultat est important. En effet, il n'existe actuellement pas de critères permettant d'évaluer quantitativement et de manière rapide l'agressivité des souches qui vont être utilisées pour réaliser les infections au champ. Il s'en suit une perte de temps importante, certaines expériences ne pouvant être exploitées par suite de l'infection trop faible des tissus. De plus, dans tous les cas, les résultats, positifs ou négatifs, ne peuvent être obtenus que dans un délai de six mois. La méthode proposée permet donc de réduire ce délai dans des proportions considérables. Des recherches concernant la sélection de souches hautement agressives ainsi que l'étude de certains facteurs pouvant contribuer à la modification de cette agressivité sont actuellement en cours.

#### REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient vivement Mme M. POUGET et Mlle M.-F. ALIN de leur précieuse collaboration technique. Ces recherches ont été effectuées dans le cadre de l'Action Thématique Programmée 4253.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BECKMAN C.H., 1964 — Host response to vascular infection. *Ann. Rev. Phytopathol.* 2 : 231-252.
- DALY J.M., 1967 — III. Metabolic shifts during infection. Some metabolic consequences of infection by obligate parasites, p. 144-164. In MIROCHA C.J. et URITANI I., The dynamic role of molecular constituents in plant parasite interaction, Proceedings of a conference held at Gamagori, Jap., American Phytopathological Society, St Paul, Minnesota, 357 p.
- DALY J.M., 1976 — The carbon balance of diseased plants : changes in respiration, photo-

- synthesis and translocation, p. 450-474. In HEITFUSS R. et WILLIAMS P.H., Physiological plant pathology, Springer-verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 890 p.
- DAVY de VIRVILLE J., MOREAU F., DOUSSINAULT G., LANCE C., 1981 — Nature des interactions hôte-parasite lors de l'infection par *Cercospora herpotrichoides* Fron de diverses lignées de Triticinées sensibles et résistantes. II. Étude de la respiration des tissus infectés. *Agronomie*, 1 : 695-700.
- DEFOSSE L., DEKEGEL D., 1974 — Pénétration de *Cercospora herpotrichoides* Fron (*Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton) dans le coléoptile du Froment (*Triticum vulgare*) observée en microscopie électronique. *Ann. Phytopathol.*, 6 : 471-474.
- DOSBA F., DOUSSINAULT G., 1978 — Création de lignées de Blé présentant les caractéristiques agronomiques favorables d'*Aegilops ventricosa*. *Ann. Amélior. Plant.*, 28 : 27-44.
- DOUSSINAULT G., 1970 — Problèmes posés par l'amélioration de la résistance du Blé tendre vis-à-vis du Piétin-verse. *Ann. Amélior. Plant.* 20 : 433-452.
- DOUSSINAULT G., 1973 — Comportement de douze variétés de Blé tendre vis-à-vis du Piétin-verse. (*Cercospora herpotrichoides* Fron). Conséquences pour la sélection. *Ann. Amélior. Plant.*, 23 : 333-346.
- DOUSSINAULT G., KOLLER J., TOUVIN H., DOSBA F., 1974 — Utilisation des géniteurs VPM1 dans l'amélioration de l'état sanitaire du Blé tendre. *Ann. Amélior. Plant.*, 24 : 215-241.
- FERHMANN H., MEDGEN K., 1975 — Ultrastruktur von Weizenkoleoptilzellen nach Infektion mit *Cercospora herpotrichoides*. *Phytopathol. Z.*, 83 : 267-280.
- GOODMAN R.N., KIRALY Z., ZAITLIN M., 1967 — The biochemistry and physiology of infectious plant disease, p. 66-101, D. Van Nostrand Company Inc., Princeton, 354 p.
- GUILLOT-SALOMON T., DOUSSINAULT G., 1981 — Nature des interactions hôte-parasite lors de l'infection par *Cercospora herpotrichoides* Fron de diverses lignées de Triticinées sensibles et résistantes. I. Étude ultrastructurale des tissus au cours de la pathogénèse. *Agronomie*, 1 : 277-287.
- JAHIER J., 1978 — Étude des relations hôte-parasite, aux stades plantule et adulte, chez les Triticinées, dans le cas de *Cercospora herpotrichoides* Fron, agent du Piétin-verse. Thèse de Docteur-Ingénieur, École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, 87 p.
- JAHIER J., DOUSSINAULT G., DOSBA F., BOURGEOIS F., 1978 — Monosomic analysis of resistance to eyespot in the variety «Roazon». *Proc. 5th. Int. Wheat Genet. Symp.*, 1 : 437-440.
- KAMEL Y., 1981 — Étude comparative du *Cercospora herpotrichoides* Fron, chez des hôtes respectivement sensibles, résistants, et très résistants. Thèse de 3ème Cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 81 p.
- LUPTON F.G.H., MACER R.C.F., 1955 — Winter wheats resistant to eyespot. *Agriculture*, 62 : 54-56.
- MAIA N., 1967 — Obtention de Blés tendres résistants au Piétin-verse (*Cercospora herpotrichoides*) par croisements interspécifiques. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 53 : 149-154.
- MACER R.C.F., 1966 — Resistance to eyespot disease (*Cercospora herpotrichoides* Fron) determined by ■ seedling test in some forms of *Triticum*, *Aegilops*, *Secale*, *Hordeum*. *J. Agric. Sci.* 67 : 389-396.
- PONCHET J., 1959 — La maladie du Piétin-verse des Céréales (*Cercospora herpotrichoides* Fron). Importance agronomique, biologie, épiphytologie. *Ann. Epiphyt.*, 10 : 45-95.

- RAPILLY F., 1980 — Maladie des plantes : peut-on prévoir les épidémies? *La Recherche*, 11 : 1450-1452.
- RASSEL A., 1974 — Observation en microscopie électronique de cellules mycéliennes de *Cercospora herpotrichoides* Fron dans les cellules des gaines foliaires de Froment. *Ann. Phytopathol.*, 6 : 25-34.
- UMBREIT W.W., BURRIS R.H., STAUFFER J.F., 1957 — Manometric technics, p. 1-63, Burgess Publishing Co., Minneapolis, 338 p.
- WHEELER H., 1975 — Plant pathogenesis, p. 56-62, Springer-verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 106 p.